

УДК 582.736(574.67)

DOI: 10.33580/2409-2444-2019-5-4-55-63

ПОПУЛЯЦИИ *CRATAEGUS* L. НА КОНТАКТЕ АРЕАЛОВ БЛИЗКИХ ВИДОВ В ДАГЕСТАНЕ

М.Д. Залибеков, А.Р. Габимова

Горный ботанический сад ДагФИЦ РАН, РФ, г. Махачкала
marat.zalibekov@mail.ru

В работе приведены результаты анализа изменчивости видов *Crataegus* из ряда *Ambiguae* (*C. songarica*, *C. caucasica* и *C. atrosanguinea*), произрастающих на территории Дагестана в зависимости от их географической и экологической приуроченности. Всего изучено 14 количественных признаков генеративного побега (побег, лист, плод, косточка), которые оценены используя методы описательной статистики, дисперсионного и дискриминантного анализа. Показан низкий уровень относительной изменчивости признаков плода и косточки по сравнению с признаками листа. Однофакторный дисперсионный анализ позволил оценить различия, связанные с изоляцией и разнообразием эколого-географических особенностей экотопов, а также определить долю влияния фактора «популяция» (h^2). Дискриминантный анализ выделил всего четыре группы — три из них идентифицированы как виды, указанные выше, и одна как переходная форма. Использование морфологических признаков генеративного побега позволило достаточно точно подразделить виды боярышников из ряда *Ambigua*, уточнить их видовой статус и оценить особенности условий их произрастания в Дагестане.

Ключевые слова: метод практической систематики, внутривидовая и межвидовая изменчивость, *Crataegus*, география, экология, *Ambiguae*, Дагестан.

POPULATIONS OF *CRATAEGUS* L. ON THE CONTACT OF AREA OF CLOSE SPECIES IN DAGESTAN

Zalibekov M.D, Gabimova A.R.

Mountain Botanical Garden of DFRC RAS

The paper presents the results of the analysis of the variability of *Crataegus* species from the *Ambiguae* series (*C. songarica*, *C. caucasica*, *C. atrosanguinea*) growing on the territory of Dagestan, depending on their geographical and ecological affinity. A total of 14 quantitative characteristics of generative shoot (shoot, leaf, fruit, stone) were studied, which were evaluated using descriptive statistics, variance and discriminant analysis methods. A low level of relative variability of fruit and bone traits compared to leaf traits is shown. Single-factor analysis of variance allowed us to assess the differences associated with the isolation and diversity of ecological and geographical features of ecotopes, as well as to determine the share of the influence of the factor "population" (h^2). Discriminant analysis has identified only four groups — three of them are identified as the species listed above, and one as a transitional form. The use of morphological features of generative escape allowed us to fairly accurately subdivide hawthorn species from the range *Ambiguae*, to determine their species status, and to evaluate the features of their growing conditions in Dagestan.

Keywords: practical systematic method, intraspecific and interspecific variability, *Crataegus*, geographical, ecological, *Ambiguae*, Dagestan.

Род *Crataegus* L. в систематическом отношении до сих пор остается одним из сложных из-за большого видового разнообразия и периодически подвергается критическому таксономическому пересмотру [1–3]. Исследователи, изучавшие боярышники связывают их вы-

сокий полиморфизм с естественной гибридизацией, как одним из факторов интенсивного видообразования, распространенного в этом роде [4–7] и при рассмотрении отдельных видов в основном придерживаются политипической концепции.

Род *Crataegus* в Дагестане представлен 15 видами, относящимися к двум секциям (*Crataegus* и *Pentagynae*) и характеризуется большим разнообразием форм. Однако, до настоящего времени остается много вопросов связанных с таксономической идентификацией описанных видов и переходных форм.

В настоящем сообщении сделана попытка разобраться в разнообразии представителей ряда *Ambiguae* A. Pojark. секции *Crataegus* в Дагестане, с помощью эколого-географо-морфологического метода [7], придерживаясь системы А.И. Поярковой [8], дополненной с учетом новейших данных о видовом разнообразии России и Кавказа [3, 9].

В секцию *Crataegus* Пояркова [8] включила 7 рядов с 18 видами, куда входит и ряд *Ambiguae*, включающий 6 видов: *Crataegus songarica* C. Koch, *C. ambigua* C.A. Mey., *C. volgensis* A. Pojark., *C. transcaspica* A. Pojark., *C. caucasica* C. Koch., *C. atosanguinea* A. Pojark. (рис. 1). Все они произрастают в южной части Восточно-Европейской равнины, на Кавказе и в Средней Азии (рис. 1).

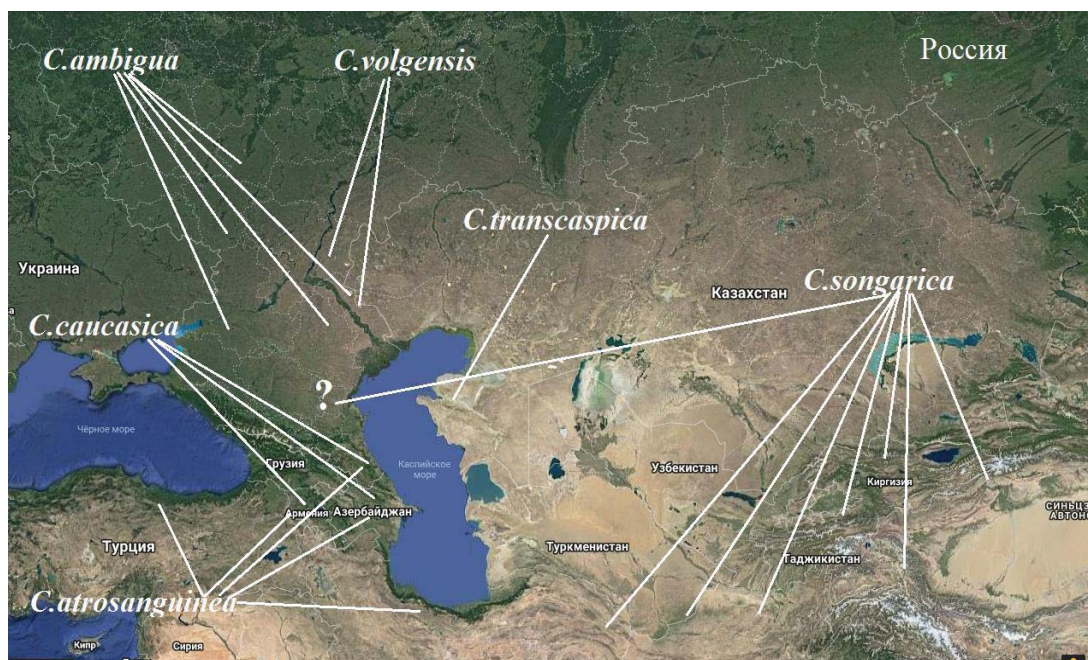


Рис. 1. Ареал видов боярышников из ряда *Ambiguae*.
Fig. 1. Area of *Crataegus* species from the *Ambiguae* series.

Из выше перечисленных видов в Дагестане произрастают три — *C. songarica*, *C. atosanguinea*, *C. caucasica*.

C. songarica, горносреднеазиатский вид. Ареал — Средняя Азия, Афганистан, Иран, Китай, Пакистан [3, 10], легко скрещивается с другими видами, особенно с *C. almaatensis* A. Pojark., и *C. korolkowii* L. Henry. [8]. В Дагестане этот вид произрастает в Терско-Кумской (Ногайская степь, с. Червленые Буруны), и Приморской низменности (прибрежная зона в окрестности г. Махачкала) в полупустынях одиночно или небольшими группами среди древесно-кустарниковой растительности (рис. 2).

C. atosanguinea, переднеазиатский вид. Распространение — Восточное и Южное Закавказье, Малая Азия (Понтийские горы), Северный Иран (хр. Эльбурс). Свободно скрещивается с другими видами из своей секции. М.В. Саркисян [9] приводит вид *C. × razdanica* Pojark., появившийся в результате гибридизации между видами *C. atosanguinea* × *C. pseudo-heterophylla*. К. I. Christensen [1] считает *C. atosanguinea* синонимом *C. ambigua* subsp. *ambigua* Meyer ex Becker. М.В. Саркисян [9] на основе анализа гербарных материалов выделяет их как два разных вида, отличающихся друг от друга по ряду четко выраженных мор-

фологических признаков плода и листа. В Дагестане произрастает в Приморской Низменности (Бархан Сарыкум, с. Кумторкала) в полупустынных условиях, среди древесно-кустарниковой растительности, поднимается до 800 м над ур. м.

C. caucasica, кавказский вид, эндемик. Распространение — Западное, Центральное, Восточное Закавказье, Малая Азия (Понтийские горы), Северный Иран (хр. Эльбурс). В Дагестане произрастает в Приморской Низменности (Самурский лес, с. Самур) и Предгорном Дагестане (Казбековский район, с. Дубки) в нижнем и среднем горных поясах, одиночно или группами по опушкам леса в аридных редколесьях на каменистых склонах.

Из них два вида (*C. atrosanguinea*, *C. caucasica*) произрастают на северной границе своего ареала, тогда как *C. songarica* — изолировано от основного ареала и вопрос о том, каким путем он проник в Дагестан остается открытым.

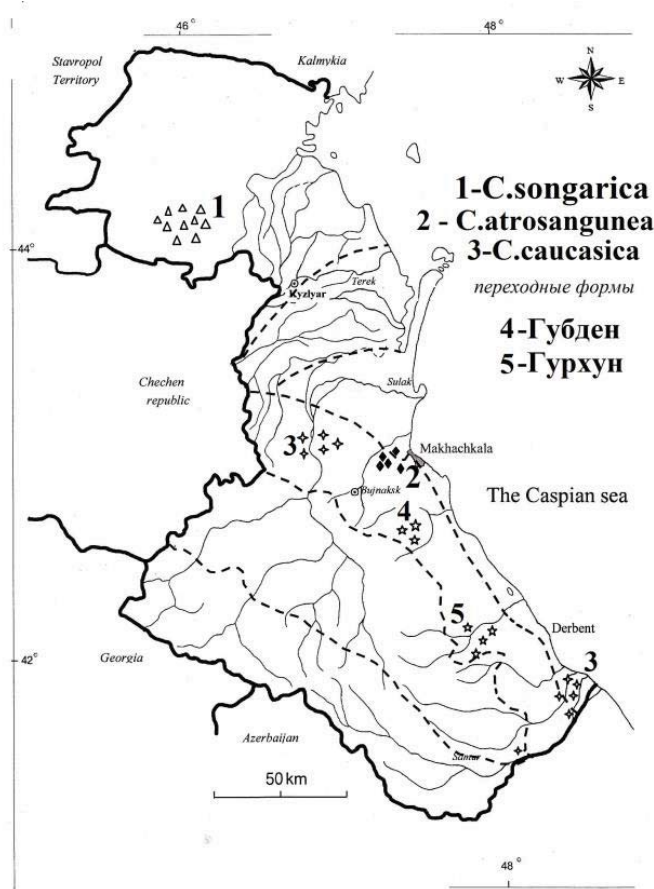


Рис. 2. Места сбора материала.

Fig. 2. The sampling sites.

Цель работы: анализ изменчивости морфологических признаков генеративного побега видов *Crataegus* из ряда *Ambiguae*, распространенных на территории Дагестана, для их разграничения и выявления переходных форм.

Материал и методика

C. songarica, *C. caucasica* и *C. atrosanguinea* относятся к видам между которыми возможна естественная гибридизация [5, 6], особенно в таком «очаге видообразования» как Кавказ. На Северном Кавказе, в том числе и в предгорьях Дагестана А.И. Пояркова [8], А.А. Гроссгейм [11] и другие авторы описали большое количество форм боярышников. При изучении изменчивости видов на протяжении всего ареала необходимо учитывать возможность существования межвидовых форм с промежуточными признаками [7, 12]. Задача разграни-

чения этих форм особенно затрудняется при высокой степени варьирования признаков внутри видов так и переходных гибридных форм на контакте их ареалов.

Для выявления фенотипической структуры вида наиболее часто используются морфологические признаки репродуктивной сферы [13, 14], которые более устойчивы. Для анализа изменчивости морфологических признаков видов *Crataegus* мы использовали количественные признаки их генеративной системы (побег, лист, плод, косточка).

Сбор генеративных побегов видов *Crataegus* проводился в местах их естественного произрастания на территории Дагестана в период созревания плодов (август–сентябрь). В каждом пункте сбора отбирали по 10 побегов у *C. songarica* с пяти деревьев, у *C. atrosanguinea* с шести, *C. caucasica* с шести деревьев, и у переходной формы с двух деревьев (рис. 3).

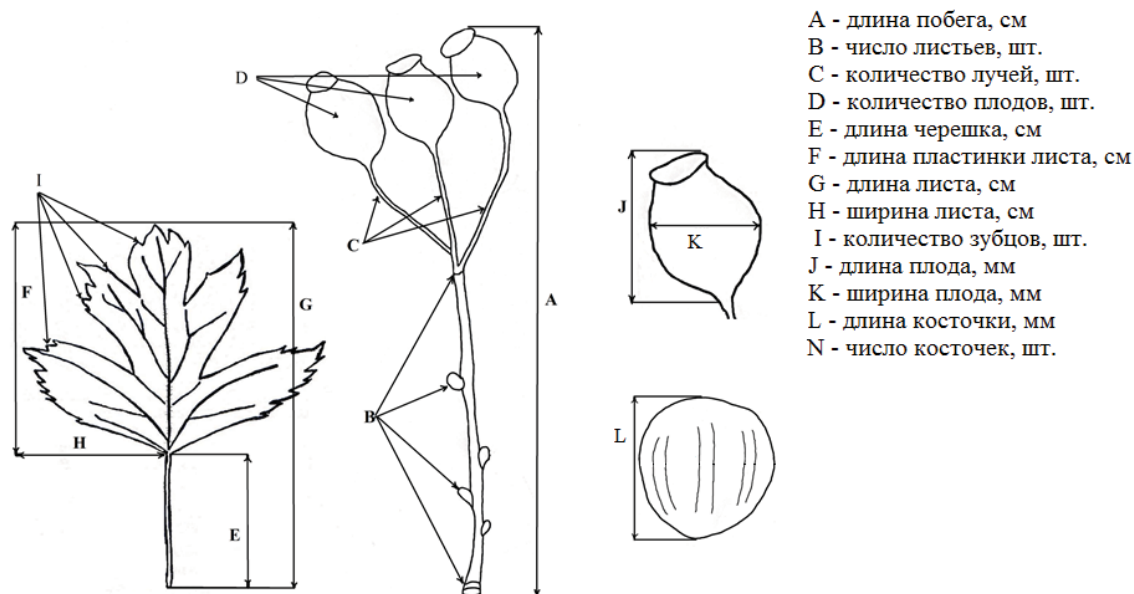


Рис. 3. Основные морфологические признаки генеративной системы боярышника (пояснение в тексте).

Fig. 3. The main morphological features of the generative system of *Crataegus* (explanation in the text).

Математическая обработка данных выполнена в Microsoft Excel и Statistica 5.5. Средние значения выделенных признаков рассчитаны для каждой популяции. Оценка изменчивости количественных признаков генеративного побега проведена с помощью дисперсионного анализа с разложением дисперсии на компоненты и оценки их доли влияния. Для идентификации видов и переходной формы проведен дискриминантный анализ [5].

Результаты и их обсуждение

Проведенный анализ внутривидового разнообразия позволил оценить размах относительной изменчивости средних значений по четырем группам количественных признаков генеративного побега у сравниваемых популяций: побег, лист, плод, косточка (табл. 1). Установлено, что признаки плода и косточки имеют очень низкий ($C < 7\%$) и низкий (8–12%) уровень относительной изменчивости. Для остальных признаков генеративного побега отмечен средний (13–20%) и высокий (31–40%) уровень относительной изменчивости [15].

Таблица 1. Показатели морфологических признаков у видов ряда *Ambiguae*
Table 1. Indicators of morphological features in species of the *Ambigua* series

Признаки / Signs	<i>C. songarica</i>		<i>C. atrosanguinea</i>		Переходная форма		<i>C. caucasica</i>	
	$\bar{x} \pm S$	CV%	$\bar{x} \pm S$	CV%	$\bar{x} \pm S$	CV%	$\bar{x} \pm S$	CV%
Длина побега /	8,5±0,22	17,8	6,9±0,15	16,7	7,6±0,19	11	7,1±0,12	12,9

The length of the shoot								
Число листьев / The number of leafs	7,8±0,18	15,9	4,6±0,17	28,6	6,1±0,02	14,2	5,9±0,14	18,6
Число лучей / The number of ray	4,4±0,13	20,8	1,9±0,14	56,9	2,3±0,2	37,2	2,3±0,11	37,4
Число плодов / The number of fruits	5,7±0,27	33,3	2,3±0,18	58,8	2,7±0,23	38,1	2,6±0,13	39,2
Дина черешка / The length of the petiole	2,1±0,05	15,4	1,5±0,05	24,8	2,1±0,08	15,6	2,0±0,05	20,9
Длина пластинки / The length of the plate	3,9±0,06	10,7	3,6±0,06	12,6	4,1±0,14	15,1	4,1±0,07	13,2
Длина листа / The length of a leaf	6,1±0,1	11,3	5,1±0,09	13,3	6,2±0,21	14,7	6,1±0,1	13,3
Ширина листа / The width of a leaf	2,2±0,04	12,7	2 ±0,05	18,5	2,5±0,08	15,3	2,3±0,04	14,3
Число зубцов / The number of tine	9,6±0,24	17,5	9,4±0,33	27,2	10,7±0,79	32,8	13,6±0,47	26,6
Высота плода / The height of a fruit	12,2±0,1 1	6,4	11,6±0,12	8,1	11,3±0,25	10	11,6±0,07	4,8
Ширина плода / The width of a fruit	10,9±0,1 1	7,3	9,8±0,14	11,4	9,3±0,18	8,8	8,6±0,11	9,8
Число косточек / The number of seed	2,2±0,06	18,3	2,1±0,05	16,7	2	0	1,8±0,06	23,8
Длина косточки / The length of seed	7 ±0,06	5,9	6,9±0,08	9,2	7,7±0,11	6,5	8,4±0,06	5,4

Однофакторный дисперсионный анализ позволил оценить различия связанные с изоляцией и разнообразием эколого-географических особенностей экотопа, а также определить долю влияния фактора «популяция» (h^2) на изменчивость количественных признаков генеративного побега. Наибольшая доля влияния приходится на признаки побега, плода (длина косточки, ширина плода) и косточки, наименьшая — на признаки листа, плода (высота, число косточек) (рис.4).

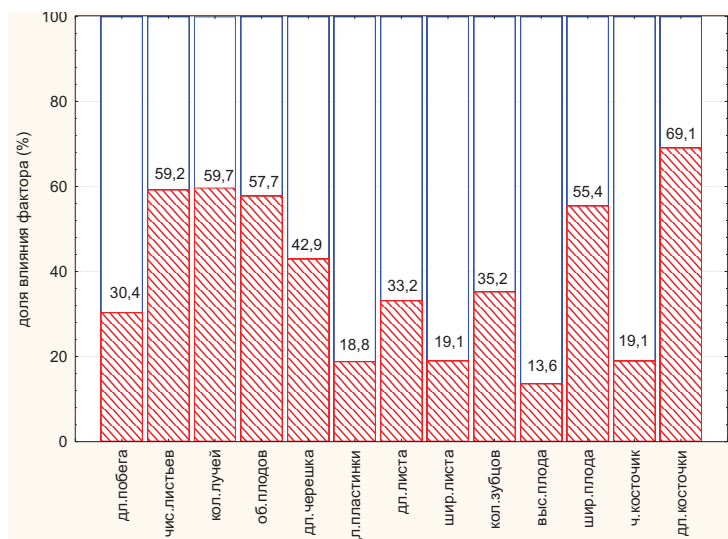


Рис. 4. Результаты дисперсионного анализа количественных признаков генеративного побега боярышников из ряда *Ambiguae*

Fig. 4. Results of dispersion analysis of quantitative signs of generative shoot from *Ambiguae* series.

Дисперсионный анализ показателей признаков генеративного побега боярышника (для всех изученных признаков достоверность $F_{кр}$. существенна, $p < 0,05$) свидетельствует о том, что на изменчивость количественных признаков генеративного побега оказывает влияние эколого-географические факторы.

Дискриминантный анализ (рис. 5) показал высокую обособленность групп признаков трех изученных видов и отсутствие четкого разграничения у признаков переходной формы. Популяции *C. atrosanguinea*, *C. caucasica*, *C. songarica* на диаграмме разделены по признакам и четко привязаны к своим значениям. Переходная форма (Губден, Гурхун) обладает высоким уровнем варьирования и занимает промежуточное положение между видами *C. atrosanguinea* и *C. caucasica*.

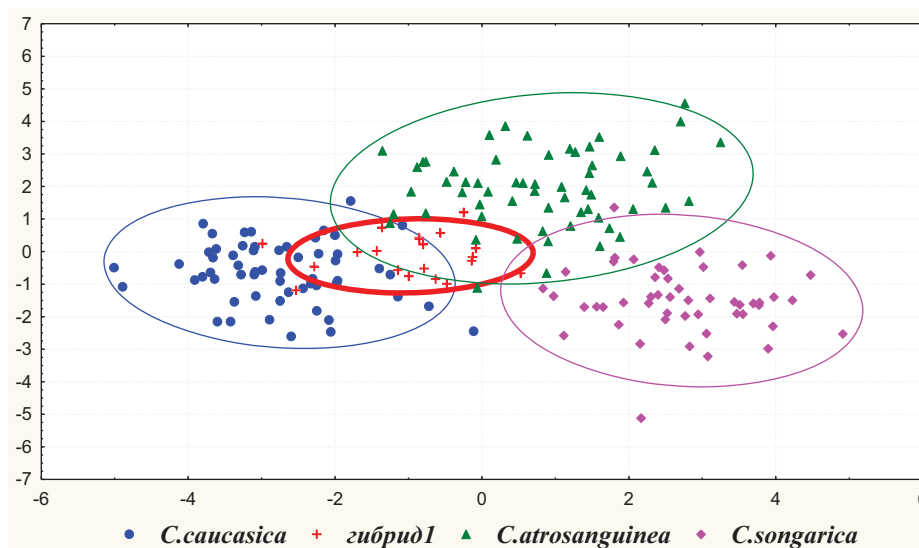


Рис. 5. Дискриминантный анализ по количественным признакам генеративного побега видов ряда *Ambiguae*.

Fig. 5. Discriminant analysis of quantitative characteristics of generative shoot of species of *Ambiguae* series.

Расстояния Махаланобиса (рис. 6) показывают, как близко стоят друг от друга по своим морфологическим признакам изучаемые виды, и какое место занимают переходная форма между *C. atrosanguinea* и *C. caucasica*.

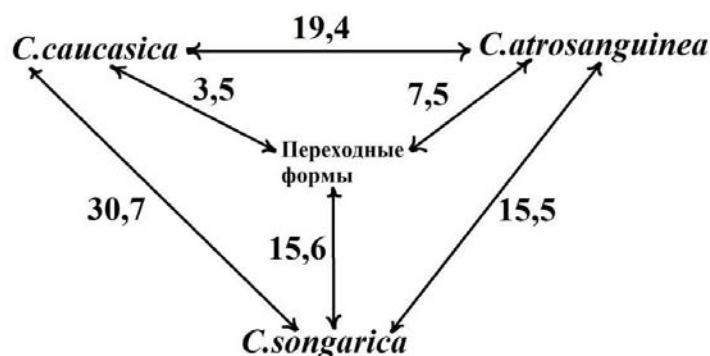


Рис. 6. Расстояния Махаланобиса по комплексу количественных признаков генеративного побега у видов ряда *Ambiguae*.

Fig. 6. Mahalanobis distances by a set of quantitative signs of generative shoot of species of *Ambiguae* series.

Изученные популяции *C. caucasica* близки по своим морфологическим признакам с популяциями *C. atrosanguinea*. При этом популяции с окрестностей сел Губден и Гурхун пространственно находятся между двумя отдалёнными друг от друга популяциями указанных видов, переходные формы произрастают в предгорных районах центральной и южной части Дагестана.

Виды, произрастающие на территории Дагестана, выделяются и по числу косточек в плоде (табл. 2). Этот признак является одним из ключевых в характеристике представителей ряда *Ambiguae*. Межвидовая изменчивость этого признака не столь значительна, в отличие от остальных количественных признаков генеративного побега [8].

Таблица 2. Различия видов из ряда *Ambiguae* по числу косточек
Table 2. Differences of species from the *Ambiguae* series in the number of seeds

Вид	Количество косточек
<i>C. songarica</i>	2–3 косточки
<i>C. ambigua</i>	1–2 косточки
<i>C. volgensis</i>	2 косточки редко 1 и 3
<i>C. transcaspica</i>	2 косточки редко 1 и 3
<i>C. caucasica</i>	1–2–3 косточки
<i>C. atrosanguinea</i>	2–3 косточки:

Для диагностики этих видов выделены три четко выраженные группы качественных признаков (рис. 7): 1) наличие волосков на главной жилке листа, 2) в узлах жилкования (бородка) листа, 3) отсутствие волосков на нижней стороне листовой пластинки. Для *C. caucasica* характерно присутствие волосков на главной жилке и бородки листа, *C. atrosanguinea* имеет бородку, для *C. songarica* характерно отсутствие волосков и бородки на нижней стороне листа.

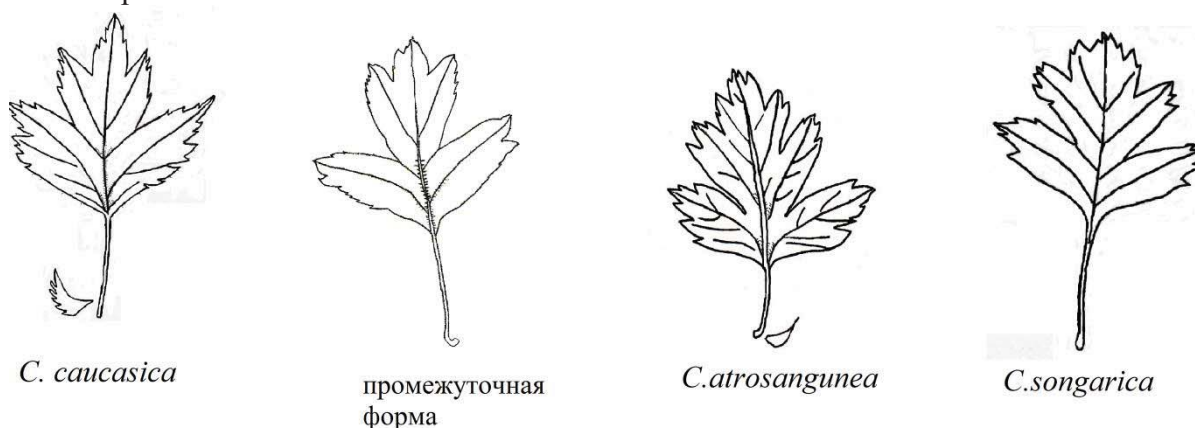


Рис. 7. Разнообразие листьев промежуточной формы и видов из ряда *Ambiguae*.
Fig. 7. Variety of leaves of intermediate forms and species from the *Ambiguae* series.

По результатам проведенных исследований и литературных данных (табл. 2) выявлено, что процесс образования указанных видов проходил на обширных территориях Евразии [10]. Евроазиатские боярышники в четвертичный период мигрировали на юг (в область древнего Средиземья), а при отступлении ледника частично возвращались на север [16]. Возможно, что *C. songarica* или его предок имел более обширный ареал в середине плейстоцена. Дагестан, как известно, находится на границе флористических областей (бореальной, ирано-туранской, средиземноморской) и в период Сарматского века проник сюда с ирано-туранской флорой; в этот период одновременно наблюдалось и естественное видообразование [17].

Вопрос о происхождении ногайской популяции *C. songarica* и его таксономический статус остается открытым. В труде «Ареалы деревьев и кустарников» [18] авторами поставлен вопрос о присутствии в Ногайской степи вида *C. ambigua*, в последующем этот вид определен как *C. songarica* [3].

Таким образом, в результате полевых исследований были изучены популяции трех видов боярышников из ряда *Ambiguae*, произрастающих на территории Дагестана. Уточнен

их видовой статус, детализирован и уточнен ареал и возможные пути формирования новых гибридных форм на стыке их ареалов.

Литература

1. Christensen K.I. Revision of *Crataegus* sect. *Crataegus* and Nothosect. *Crataeguineae* (Rosaceae–Maloideae) in the Old World // Systematic Botany Monographs, 1992 Vol. 35. P. 1–199.
2. Цвелев Н.Н. Флора Восточной Европы. Санкт-Петербург. 2001. Т. 10. С. 557–587.
3. Уфимов Р.А. Новые для России виды рода *Crataegus* L. (*Rosaceae*) // Новости систематики высших растений. 2013. Т. 44. С. 126–134.
4. Гладкова В.Н. Кариологическое изучение родов *Crataegus* L. и *Cotoneaster* Medic. (*Moloideae*) в связи с их систематикой. // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1263–1269.
5. Магомедмирзаев М.М. Структура популяций на контакте ареалов близких видов и проблема интогрессивной гибридизации растений. Сообщение 1. // Фенетика и генетика природных популяций растений. Махачкала, 1977. С.34–48.
6. Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск, 2006. 222 с.
7. Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. 2009. С. 141–149.
8. Пояркова А.И. Флора СССР. М.-Л.: АН СССР, 1939. Т. IX. С. 416–468.
9. Саркисян М.В. Представители рода *Crataegus* L. (*Rosaceae*) Южного Закавказья. Дисс... канд. биол. наук. Ереван, 2011. 21 с.
10. Залибеков М.Д., Асадулаев З. М. *Crataegus songarica* (*Rosaceae*) в Дагестане // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 11. С. 1447–1451.
11. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. М.-Л. АН СССР, 1952. Т. 5. С. 39–44.
12. Галл Я.М., Попов И.Ю. Географическая изменчивость и «эволюционный синтез» // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 3. С. 302–316.
13. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 230 с.
14. Саников С.Н., Петров И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург. 2003. 247 с.
15. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 283 с.
16. Циновскис Р.Е. Боярышники Прибалтики. Рига: Зинатие, 1971. 379 с.
17. Тахтаджан А.Л. Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. I. 435 с.
18. Соколов С.А., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы Деревьев и кустарников СССР. Ленинград. Наука. 1980. Т. II. 140 с.

References

1. Christensen K.I. Revision of *Crataegus* sect. *Crataegus* and Nothosect. *Crataeguineae* (Rosaceae–Maloideae) in the Old World // Systematic Botany Monographs, 1992 Vol. 35. P. 1–199.
2. Tsvelev N.N. Flora of Eastern Europe. Sanrt-Peterburg. 2001. Vol. 10. P. 557–587. (In Russian)
3. Ufimov R.A. New for Russia species of the genus *Crataegus* L. (*Rosaceae*) // Novosti sistematiki vysshikh rasteniy. 2013. Vol. 44. P. 126–134. (In Russian)
4. Gladkova V.N. Kariological study of *Crataegus* L. and *Cotoneaster* Medic. (*Moloideae*) in connection with their taxonomy // Bot. zhurn. 1968. Vol. 53. No. 9. P. 1263–1269. (In Russian)

5. *Magomedmirzaev M.M.* The structure of populations at the contact of the ranges of close species and the problem of introgressive hybridization of plants. Message 1 // Phenetics and genetics of natural plant populations. 1977. P. 37–48. (In Russian)
6. *Koropachinskiy I.Yu.* Natural hybridization of woody plants. Novosibirsk. 2006. 222 p. (In Russian)
7. *Kamelin R.V.* Features of speciation in flowering plants // Trudy Zool. Inst. RAN. Application No. 1. 2009. C. 141–149. (In Russian)
8. *Poyarkova A.I.* Flora of the USSR. Moscow-Leningrad: Academy of Sciences USSR. 1939. Vol. IX. P. 416–468. (In Russian)
9. *Sarkisyan M.V.* Representatives of the genus *Crataegus* L. (*Rosaceae*) of South transcaucasus. Abstr. diss. cand. biol. sci. Erevan. 2011. 21 p. (In Russian)
10. *Zalibekov M.D., Asadulaev Z.M.* *Crataegus songarica* (*Rosaceae*) in Dagestan // Bot. zhurn. 2013. Vol. 98. No. 11. P. 1447–1451. (In Russian)
11. *Grossheim A.A.* Flora the Caucasus. Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1952. Vol. 5. P. 39–44. (In Russian)
12. *Gall Ya.M., Popov I.Yu.* Geographical variation and “evolutionary synthesis” // Zhurn. obshch. biol. 1998. Vol. 59. No. 3. P. 302–316. (In Russian)
13. *Magomedmirzaev M.M.* Introduction to quantitative morphogenetic. Moscow: Nauka. 1990. 230 p.
14. *Sanikov S.N., Petrov I.V.* Differentiation of populations of *Pinus sylvestris*. Ekaterinburg. 2003. 247 p. (In Russian)
15. *Mamaev S.A.* Forms of intraspecific variability of woody plants. Moscow: Nauka, 1973. 283 p. (In Russian)
16. *Tsinovskis R.E.* Baltic hawthorn. Riga: Zinatie, 1971. 379 p. (In Russian)
17. *Takhtadzhyan A.L.* Plant life. Moscow: Prosveshchenie. 1980. Vol. 1. 435 p. (In Russian)
18. *Sorolov S.A., Svyazeva O.A., Kubli V.A.* Areas of trees and shrubs of the USSR. Leningrad: Nauka. 1980. Vol. II. 140 p. (In Russian)